

THÈSE

présentée

à la Faculté des Sciences de l'Université de Lyon

pour obtenir

le grade de Docteur du 3^e Cycle en Biologie Animale Appliquée

par

Rajendra KAPIL

LES EFFETS DES DOSES NON-LÉTALES DE RAYONS X SUR LE COMPORTEMENT EXPLORATEUR ET ALIMENTAIRE DE LA LARVE DE DROSOPHILA MELANOGASTER MEIG.

Soutenue le octobre 1964
devant la commission d'examen

MM. NIGON, Président

LAVIOLETTE	}	examineurs
LEGAY		

RAJENDRA KAPIL

LES EFFETS DES DOSES NON-LETALES DE RAYONS X
SUR LE COMPORTEMENT EXPLORATEUR ET ALIMENTAIRE
DE LA LARVE DE DROSOPHILA MELANOGASTER MEIG.

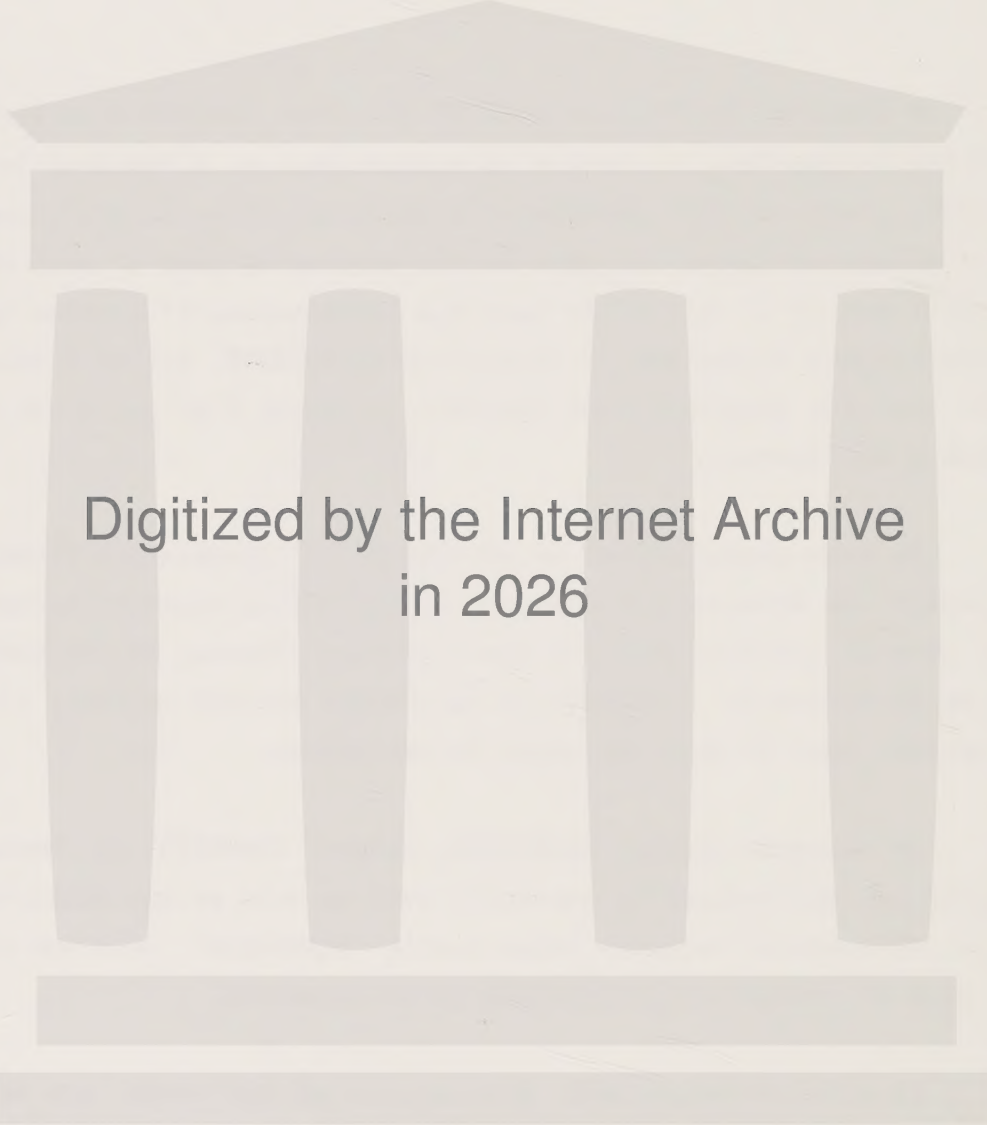
LABORATOIRE DE ZOOLOGIE EXPERIMENTALE
FACULTE DES SCIENCES DE LYON

A Monsieur le Professeur NIGON qui s'est intéressé de façon constante à mes recherches, j' exprime ma reconnaissance. A Monsieur le Professeur LEGAY, j'adresse mes remerciements les plus vifs pour ses conseils et ses discussions critiques au sujet de mes travaux et pour l' aide et l' encouragement que j' ai appréciés dans son laboratoire. J' exprime également mes remerciements à Monsieur le Professeur LAVIOLETTE qui m' a autorisé à utiliser dans son laboratoire un appareil à rayons X et qui s'est toujours intéressé à mon travail.

Je suis reconnaissant au service de la Coopération Technique Internationale du Gouvernement français d' avoir bien voulu m' accorder une bourse pour la première année de mon séjour en France, et au Centre National de la Recherche Scientifique de m'avoir accordé un poste d' Attaché de Recherche pour la deuxième année de mon séjour.

Je remercie Madame SZAFRANEK, Madame GUERRIER et Mademoiselle BRANDOLINI qui ont préparé ce manuscrit avec un soin et une habileté remarquables. Je remercie vivement Mademoiselle BRANDOLINI pour son aide précieuse dans la traduction en français de ce manuscrit.

Je suis reconnaissant à tous ceux qui ont rendu mon séjour en France agréable.



Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41554209_0046

UNIVERSITE DE LYON
FACULTE DES SCIENCES

Doyens Honoraires

MM. LONGCHAMBON, DOUIN, MOUSSA, GAUTHIER Henri.

Professeurs Honoraires

MM. LOCQUIN, de LARAMBERGUE, SOLLAUD, MENTZER, MOUSSA, JAFFARD, DOUIN,
Henri EYRAUD, DEJARDIN, VIRET.

Doyen

M. BRACONNIER

Assesseurs

MM. MESNARD
BOIDIN

Professeurs

MM. LONGCHAMBON	Minéralogie
PRETTRE	Chimie industrielle
COURTY	Chimie-Physique
KUHNER	Botanique
MALECOT	Mécanique rationnelle et appliquée
PARIS	Chimie minérale
AUMERAS	Chimie
COLONGE	Chimie organique
JANIN	Physique générale
FLANDRIN	Géologie appliquée
BERNARD	Physique industrielle
DUFAY Jean	Astronomie
NIGON	Zoologie expérimentale
GAUTHIER Henri	Géologie générale
WAUTIER	Zoologie
CHOPIN	Chimie biologique
CUEILLERON	Chimie
BRACONNIER	Calcul différentiel et intégral
EYRAUD Charles	Chimie-Physique appliquée
SARAZIN	Physique nucléaire
BOIDIN	Microbiologie et Mycologie
PERES	Physiologie
MESNARD	Electronique
GRANDMONTAGNE	Physique
BOUTILLIER	Minéralogie

MM. LAFOUCRIERE	Physique nucléaire théorique
DREUX	Chimie organique
TEICHNER	Chimie industrielle
PAVANS DE CECCATY	Zoologie
MERLIN	Chimie analytique
DUFAY Maurice	Physique de l'Atmosphère
LUBET	Physiologie
PHILBERT	Physique nucléaire
COHEN-ADAD	Chimie
DAVID Louis	Géologie générale
CHANEL	Psychophysiologie
MAURY	Méthodes mathématiques de la Physique
DEPRAZ	Physique nucléaire
GAUTHIER Jean	Chimie
GAUME	Physique expérimentale

Professeurs sans chaire

MM. FERON	Mathématiques
LAFORGUE	Physique
LEGAY	Zoologie expérimentale S.P.C.N.
UZAN	Physique S.P.C.N.
CHENEVOY	Géologie appliquée
GINET	Zoologie
ASCH	Physique
MICHEL Pierre	Minéralogie
DUCET	Biologie végétale
Mle MAITROT	Physique
MM. GEVIN	Géologie générale
PONASSE	Mathématiques
d'INCAN	Physique
LEFEBVRE	Mathématiques
PERNET	Mathématiques
CHERY	Physique
BERGEON	Physique C.S.U.
Mle GAUTHERON	Chimie biologique

Maîtres de Conférences

Mme ERICSON	Physique générale
MM. MARTEL	Mécanique
MATHIEU	Mécanique des Fluides
ERBEIA	Physique
DESCOTES	Chimie organique
PICARD Philippe	Mathématiques
LEMOIGNE	Botanique
DEMARCO	Géologie générale
MICHEL Georges	Biochimie
LEBRETON	Biologie végétale

MM. DAVID Jean
TOUSSET
FEUVRAIS
PICARD Claude
SCHMITT
LAURENT
ROT

Biologie animale
Chimie propédeutique
Physique Electricité
Mathématiques
Physique M.P.C.
Chimie organique
Mathématiques

Maître de Conférences adjoint

M. PIERRON

Chimie

Conseiller administratif

M. BURNET

Secrétaire Principal Honoraire

M. ROUX

S O M M A I R E

PREMIERE PARTIE

	Pages
Introduction	3
Le comportement explorateur et alimentaire	4
Effets des radiations non-létales sur la physiologie alimentaire des insectes	6
Plan et but du projet d'étude	9

DEUXIEME PARTIE

Matériels et méthodes	11
Races de <u>Drosophila melanogaster</u> choisies pour l'étude	11
Détails des conditions expérimentales : Problème de l'homogénéité	13
Description du mouvement mesuré	14
Test d'homogénéité des résultats	15
Comparaison entre les races et influence de l'âge sur le comportement	18
Choix des doses de rayons X et conditions expérimentales d'irradiation	21

TROISIEME PARTIE

Effets des rayons X à des doses non-létales sur le mouvement de la tête des larves de <u>Drosophila</u>	23
Changements dans la vitesse du mouvement après irradiation des larves	25
Importance des réponses à l'irradiation des oeufs âgés de 10 h ..	29
Effets immédiats et retardés de doses de 500 et 2 000 r sur le mouvement de la tête	31

QUATRIEME PARTIE

	Pages
Discussion et conclusions	34
Signification du comportement étudié	34
Tolérance aux radiations et changements du comportement en fonction de l'irradiation aux rayons X	37
RESUME	4I
REFERENCES CITEES	42

P R E M I E R E P A R T I E

I N T R O D U C T I O N

Chez les insectes, le mécanisme des fonctions élémentaires telles que l'ingestion, le transit alimentaire, l'excrétion, n'a pas été assez étudié in vivo de façon systématique, bien que des références sur la motilité des parties isolées de l'intestin aient été trouvées pour de nombreux insectes ; quelques-unes sont à citer : SHALLER (1949) ; FLOREY (1951) ; GERSCH (1952, 1955) ; DUHR (1955) et SCHÖNFELD (1958) pour les larves de Corethra et BEARD (1958) sur les larves de Galleria mellonella. Récemment, les études de JONES (1960) et de DAVEY et TREHERNE (1963a, b) font avancer notre connaissance sur quelques aspects du sujet. Toutefois, il faudrait signaler que leurs études ne concernent actuellement que ce qui se passe après l'ingestion de la nourriture. Le problème qui m'intéresse ici est celui du ou des mécanismes développés au cours de l'ingestion, et auxquels cette étude se limitera principalement.

Les études préliminaires faites sur la saillie de la tête et le mouvement vertical synchronisé des mandibules chez les larves de Drosophila melanogaster, ont permis de les juger satisfaisants comme objets de recherche. A ce mouvement, nous proposons d'assigner une fonction complexe, combinant les comportements explorateur et alimentaire. Et comme la littérature ne donne pas d'indication précise à ce sujet, l'explication de cette idée a d'abord été traitée, avant l'emploi des rayons X comme agent expérimental, afin de faire progresser notre projet de recherche. Les détails de la fonction et son étude comme fonction de l'âge, sont exposés dans la partie suivante sur le matériel et les techniques, et ensuite la discussion est insérée dans la première section de la dernière partie. Le bref examen de la littérature fournit une base adéquate de départ.

LE COMPORTEMENT EXPLORATEUR ET ALIMENTAIRE

On sait bien que la plupart des larves d' insectes croissent dans la nature, dans des conditions fort diverses. De ce fait, on peut penser que la structure de l'organisme est labile, donc est capable d' une grande étendue d' adaptation, ce qui finalement permet leur survie. Celle-ci suppose naturellement le développement de certaines facultés des larves, par exemple, celui des organes sensoriels et du système nerveux entraînant pour eux un plus grand spectre d' activité permettant de percevoir les changements d' habitat, et mettant en place des mécanismes dépendant du comportement. Ce sont les comportements explorateur et alimentaire qui nous intéressent. Les larves ont été pourvues d' organes ou de poils sensoriels variés sur leur corps et sur les pièces buccales, en particulier des chémorécepteurs qui leur permettent d'explorer et de choisir les éléments convenables de leur nourriture. Dans cette perspective, les études électrophysiologiques de HODGSON et ROEDER (1956) ont révélé deux types de cellules chémoréceptrices (S et L) sur le poil de la grosse mouche Phormia regina Meig. En mesurant séparément le potentiel de sommet des deux cellules innervant le même poil, on a remarqué que lorsque la cellule S est stimulée par les sucres, elle produit des sommets d' amplitude courte, par rapport à la cellule L qui répond aux sels, acides et alcools en formant des sommets de grande amplitude. ISHIKAWA (1963) a donné une idée ultérieure de la répartition des sensibilités à quatre types de chémorécepteurs : L_s , L_1 , G et N_1 sur le groupe de poils nommés Sensilla styloconia, situés sur le maxillaire de Bombyx mori. Le chémorécepteur L_s répond au sucrose et aux autres sucres, L_1 à l'inositol, G à quelques sucres spécialement le D-glucose et N_1 aux sels. Parce qu'il est particulièrement stimulé par les sucres, le poil est appelé "poil sensible aux sucres" (sugar sensory hair). Il faut conclure de ces recherches que la situation propre des poils sur les pièces buccales et sur le corps doit être considérée comme essentielle pour faciliter leur contact avec la nourriture, ce qui évidemment économisera les efforts des insectes à sa recherche. Ce type d'arrangement des poils paraît évidemment raisonnable pour les larves qui ne sont pas en sécurité dans la

nature en ce qui concerne leur approvisionnement en nourriture. Mais les larves de Cyclorrhaphes, par exemple, qui vivent surtout à proximité immédiate d'une alimentation abondante et qui ont vu s'atrophier leurs pièces buccales (IMMS, 1957), suggèrent que dans les conditions favorables la nécessité de recherche de la nourriture n'est vraisemblablement pas importante, et les excursions pour la nourriture, si elles sont entreprises, sont probablement de nature spécialisée. Nous sommes donc conduits à penser que la poursuite de la recherche a probablement atteint une fonction discriminante pour les besoins de base, par exemple, en ce qui concerne les levures pour les larves de drosophiles. Les recherches d'OKADA (1963) confirment cette hypothèse. Ses observations des différentes espèces de drosophiles, rassemblées sur des habitats variés tels que la sève s'écoulant des arbres, les fruits et champignons gâtés, établissent des corrélations entre les habitudes alimentaires des larves et les différenciations numériques de leurs dents. Il conclut qu'une telle spécialisation est une adaptation dépendant de la dureté de la nourriture. Il interprète la possession des dents chez les larves se nourrissant de fruits et de champignons comme liée à une fonction de mastication. Si on élabore cette interprétation, on pourra dire qu'elle permet un contact plus intime et plus profond avec le milieu, facilité en plus par le mouvement vertical des mandibules. La préférence différentielle pour les levures sauvages (étude basée sur le développement des larves de *Drosophile*) est d'ailleurs bien connue (WAGNER, 1944 ; COOPER, 1960).

Par suite, il sera intéressant de penser que le système nerveux central où les stimulations exogènes sont traduites en retour par un message d'action, a lui aussi subi un changement pour s'adapter aux conditions. En suivant le progrès de la concentration, au cours de l'évolution, du système nerveux central, on observe que chez les adultes d'Acalyptatae, apparaît un écart considérable par rapport à l'organisation classique. Ainsi, il y a un centre thoracique et un centre abdominal (IMMS, 1957). Chez les larves de *Drosophile*, on note que la concentration est plus avancée ; le système nerveux des larves de *Drosophila melanogaster*, qui consiste en deux lobes cervicaux globulaires et un ganglion ventral composé, fait presque une unité de l'ensemble. Ce dernier est une masse composée de douze ganglions qui innervent les organes principaux de la larve. Nous nous intéressons particulièrement au nerf maxillaire, qui sort de la première poche du

ganglion et se ramifie dans les organes des sens et les muscles de la tête (HERTWECK, 1931). Il participe apparemment au mouvement de la tête et des mandibules. Et on peut donc présumer qu'il agit comme canal coordinateur entre les stimuli exogènes et le système nerveux concentré (le système nerveux périphérique, comme nous savons, n'existe peut-être pas dans la tête des larves). Ceci nous permet de penser que les dents qui sont à la pointe de l'activité alimentaire et sont constamment en contact avec la nourriture, ont probablement atteint une fonction spécialisée, coordonnée avec les organes des sens. Et, en raison de la formation complexe du système nerveux d'une part, et l'adaptation des dents de mandibules d'autre part (l'homologie des pièces étudiées avec des mandibules est d'ailleurs discutée, (OKADA, 1963) et aussi parce que la plupart des paramètres intervenant ne sont pas encore connus, on a pensé qu'une mesure raisonnable de la fonction ne pourrait être réalisée au départ que si elle était considérée comme fonction unitaire. La présente étude est le premier essai pour obtenir des données quantitatives sur la fonction en question.

EFFETS DES RADIATIONS NON-LETALES SUR LA PHYSIOLOGIE ALIMENTAIRE DES INSECTES

Selon le type de fonction considéré pour l'étude et le matériel expérimental, les études analytiques de cette sorte ont cherché des approches méthodologiques variables. Récemment, l'emploi des radiations, en particulier des radiations ionisantes, s'est révélé favorable. Or, on a observé que, dans la plupart des cas, les études sont limitées aux Vertébrés, spécialement au rat et à la souris. Et, des résultats fournis par ces études, qu'elles soient histologiques, physiologiques ou les deux à la fois, on peut tirer une conclusion commune que le cerveau est fortement sensible aux radiations ; si sensible qu'une dose aussi basse que 50 r s'est révélée apporter des changements de comportement significatifs, sans créer apparemment de modifications morphologiques ou histologiques (FURCHTGOTT, 1963). Les plus fortes doses, évidemment, causant des dommages extraordinaires sur les tissus d'animaux, ou créant des réactions irréversibles, ne sont d'aucune utilité pratique pour une étude qui demande en principe l'introduction de réactions réversibles de sorte que l'on peut suivre, après irradiation,

les étapes des effets du traitement sur les fonctions impliquées (les détails sur le choix des doses de rayons X sont donnés dans la deuxième partie, page 21).

De fait, il n'y a aucune donnée sur les insectes concernant notre sujet ou un sujet s'en rapprochant. Les plus anciens travaux sur les effets des radiations ont principalement été dirigés pour trouver le pourcentage de mortalité maximum en vue d'établir une dose efficace pour le contrôle des insectes nuisibles et des porteurs de maladies. Dans ce but, les doses s'étendent invariablement, à partir de 2 000 jusqu'à 30 000 r ou plus (cf. références citées par GROSCH, 1962). En ce qui concerne les effets directs ou indirects des radiations sur la physiologie digestive, on trouve que dans la zone des faibles doses, CORK (1957) a employé les rayons γ pour le ver de la farine (Tribolium confusum) (de 10 à 200 r/jour). Il rapporte que les vers recevant des doses inférieures à 60 r ont donné, pour la période de survie, des résultats semblables à ceux des témoins, tandis que ceux irradiés à 100 r/jour étaient supérieurs. En employant des doses faibles, il a trouvé bien difficile d'obtenir une variation nette des résultats à partir de ceux donnés par les témoins, à cause de la similitude des valeurs de survie. Mais, par comparaison des surfaces des courbes, il pouvait évaluer à partir des moyennes, des valeurs supérieures de 16% pour les insectes irradiés. De leurs expériences sur Periplaneta americana, WHARTON et WHARTON (1959) concluent que le jeûne précédant ou suivant l'irradiation aux rayons β (généralement 10 000 rads) diminue la résistance des blattes et que la sensibilité est variable dans les deux sexes pour la prise de nourriture après irradiation : les femelles se nourrissent moins en comparaison des mâles. Or, les femelles qui normalement perdent du poids à une vitesse moitié moindre des mâles en perdent après irradiation à la même vitesse (mâle : 1,8%/jour, femelle : 1,9%/jour), cependant les femelles vivent plus longtemps. Les auteurs attribuent ceci à une plus grande réserve d'aliments tels que les graisses, et à leurs produits de désintégration. Les auteurs n'ont interprété que les données brutes. Mais une question se pose dans le cas où les données sont analysées de la manière suivante : les valeurs proportionnelles de survie (comparaison entre témoins et irradiés des deux sexes) sont 1/1,8 pour les mâles et 1/4 pour les femelles. Cette différence est due évidemment à la grande différence dans la survie normale des deux sexes. Et, si on suppose que les témoins femelles et mâles vivent

et perdent du poids à la même vitesse, on pourra voir que les mâles montrent actuellement des valeurs supérieures, ce qui signifie qu'ils vivent plus longtemps. D'ailleurs, si les femelles mangent aussi après irradiation, et ont comparativement plus de graisses en réserve, pourquoi ne répondent-elles pas positivement en augmentant aussi leur longueur de vie ? En fait, il n'apparaît aucune preuve directe. Néanmoins, on peut interpréter indirectement ces résultats en disant que les produits de désintégration qui servent comme aliments, pourraient aussi être accompagnés de, ou former des éléments toxiques qui à cause de l'accroissement de la survie des femelles, augmenteraient en quantité proportionnelle, et créeraient, probablement en partie, une sorte de blocus fonctionnel vis-à-vis des processus d'assimilation de la nourriture ingérée (la survie des femelles : témoin = 53,0 jours, irradiée = 14,3 jours). Les mâles, au contraire, vivent normalement moins longtemps et on sait qu'ils possèdent moins de graisses, donc moins de réserves alimentaires utilisables pour accroître leur longévité (la survie des mâles : témoin = 19,4 jours, irradié = 10,6 jours). Et le produit toxique, qui est naturellement en quantité moindre, semble servir à un moindre degré de facteur limite à l'accroissement ultérieur, et aboutit finalement à la mort des insectes. Si l'interprétation est acceptable, on peut conclure que les mâles utilisent la nourriture absorbée, tandis que les femelles sont paralysées par la plus grande quantité d'éléments toxiques formés. Travaillant sur Tribolium castaneum, ROGERS et HILCHEY (1960) tentèrent de démontrer à l'appui de l'idée préalablement avancée, que si les insectes ingèrent et si leur longévité croît, cela signifie que, dans les conditions données de radiations (c'est-à-dire des électrons accélérés émis par le générateur électrostatique de Van de Graaff en utilisant ^{32}P comme source, dans une étendue de 27 400 - 357 000 rads), ils ont pu assimiler et utiliser les aliments pour réparer les dégâts des radiations. Ils observèrent que malgré le fait que l'activité nutritionnelle cesse complètement pendant les deux premiers jours, elle continue ensuite comme l'ont révélé les dommages causés aux aliments ; la survie des insectes s'accroît après irradiation à 3 000 r, or elle diminue après exposition aux radiations de 11 000 à 20 000 r. Un type de preuve indirecte presque semblable, gain de croissance comme fonction d'ingestion et d'assimilation de la nourriture, a été établi par GALLUN et LANGSTON (1963) après des expériences sur les larves de la mouche Hessian (Phytophaga destructor

Say) à différents âges, en les soumettant aux rayons β émis par ^{32}P à raison de 10 mc/10 ml d'eau distillée.

PLAN ET BUT DU PROJET D'ETUDE

De la discussion précédente, il résulte que :

1) il n'y a aucun élément qui donne une évaluation du ou des processus intervenant dans la prise de nourriture. Nos recherches à leur sujet auront donc d'abord pour but de fournir une estimation quantitative d'un tel mécanisme.

2) les investigations rapportées sur les effets des radiations sont principalement effectuées à hautes doses et ont évidemment communiqué des renseignements sur le résultat final de ces effets et non sur leurs causes. Dans cette perspective, les études aux doses faibles mériteront donc toute notre attention.

Dans notre sujet d'étude, nous pouvons souligner d'abord que la fonction soumise à expérience et mentionnée plus tôt, concerne anatomiquement la région antérieure des larves de Drosophila ; évidemment son contrôle comprend une partie du système neuro-musculaire et une partie du système nerveux central. Dans des expériences d'irradiation globale, nous espérons que les deux systèmes sont également touchés par les rayons, toutefois les résultats sont différents dans chaque cas. Les différences de radiosensibilité sont bien connues, et suggèrent que c'est probablement en raison des réactions et des interactions différentielles, soit dans la cellule elle-même, soit entre cellules voisines, soit les deux à la fois. De toute façon, une compréhension parfaite ne serait possible que si chaque tissu était étudié séparément.

Ce projet n'était pas réalisable en travaillant avec les larves de Drosophila en raison de leur petite taille. On a donc jugé nécessaire d'essayer un autre organe du tube digestif. Et, pour cette raison, nous avons choisi l'intestin antérieur de Galleria mellonella. Evidemment, il ne satisfait pas tous les besoins ; nous pensons cependant que, en ce qui con-

cerne l'élasticité des muscles, les résultats seraient applicables aux autres insectes (le travail sur Galleria mellonella n'a pas été ajouté à ce texte).

Enfin, nous ajouterons que les effets des rayons X devraient permettre d'étudier les deux phénomènes principaux :

- a) les propriétés élastiques des muscles et
- b) leur contrôle par le système nerveux.

Mais pour le moment, ce travail s'achèvera par la présentation de l'effet global des rayons X sur le comportement explorateur et alimentaire. Nous affirmons donc par avance qu'il sera nécessaire de continuer nos recherches dans la direction indiquée.

DEUXIEME PARTIE

MATERIELS ET METHODES

Les principaux traits de la technique suivie pour l'élevage de Drosophila melanogaster sont ceux que DAVID (1959) a soulignés. Il est fait cependant mention spéciale des détails propres à la présente étude.

RACES DE DROSOPHILA MELANOGASTER CHOISIES POUR L'ETUDE

Les études dont le but était de déterminer la relation entre le genome et la radiosensibilité ont conduit à des résultats discutables ; il est impossible d'établir de façon précise si la radiosensibilité ou la radiorésistance est réellement liée au degré de ploïdie. On peut très bien montrer que pendant les stades larvaires ou pupaires, les haploïdes sont plus radiosensibles que les diploïdes (CLARK, 1957). Ceci est en fait contraire à l'idée dominante que les diploïdes qui ont un nombre de chromosomes double de celui des haploïdes, fournissent une surface double aux dégâts pendant les périodes de clivage. La raison de ce changement dans les réactions dues aux radiations n'est pas encore connue. A la lumière des connaissances actuelles sur ce sujet, il apparaît cependant possible que la ploïdie ait peu d'influence à certains stades du développement ; certainement, parmi d'autres facteurs, l'état physiologique, celui d'un insecte en particulier, peut être tenu comme responsable des résultats aberrants. Si l'idée de la responsabilité de l'état métabolique est considérée comme valable, on notera que dans la présente étude la ploïdie des animaux sélectionnés pour l'expérience est la même (d'ailleurs chez Drosophila la survie est considérée comme indépendante de la ploïdie, POWERS et EHRET, 1956) ;

- Tableau I -

Variations du comportement de deux races de Drosophila melanogaster durant la période précédant la ponte

Race	Temps en min entre l'éclosion des adultes et la ponte	Moyenne $\pm 2\sigma_m$
<u>Sauvage</u>	1650 ¹	1525,18 $\pm$ 151,45 min
	1680	
	1410	
	1328	
	1230	
	1875	
	1470	
	1582	
	1865	
	1245	
	1442	
<u>Vestigial</u>	3360 ²	2739,29 $\pm$ 302,53 min
	2940	
	2390	
	2550	
	2557	
	2790	
	2588	

¹ chaque lecture est obtenue sur 4 répétitions ; chaque répétition représente un tube contenant environ 25 adultes.

² chaque lecture est calculée sur 6 ou 7 répétitions ; le reste comme ci-dessus.

les différents milieux internes, jugés par exemple par la réponse variable du comportement précédant la ponte des deux races, sauvage (origine Algérie) et vestigial de Drosophila melanogaster (tableau I), sont certainement à la base d'une différence entre ces races. C'est pourquoi nous avons choisi ces deux races, comme matériel d'étude.

DETAILS DES CONDITIONS EXPERIMENTALES : PROBLEME DE L'HOMOGENEITE

L'élevage des deux races fut fait sur le milieu de DAVID (1959) à la température uniforme de $25 \pm 1^\circ\text{C}$.

Il est connu que la plupart des personnes ont antérieurement employé l'âge des parents comme critère pour obtenir l'uniformité de l'âge des oeufs de la génération précédente. Mais l'étude du tableau I montre qu'un tel critère ne convient pas à la présente expérience, puisque la différence de temps entre l'éclosion et le début de ponte varie presque du simple au double d'une race à l'autre — moyenne pour a) sauvage = $1525,18 \pm 151,45$ min et b) vestigial = $2739,29 \pm 302,53$ min. Un calcul plus sûr de l'âge des oeufs est fourni par l'examen du début de ponte. Pour obtenir les données utiles, on observe les mouches après éclosion toutes les 4 h entre 08 h et 20 h, et le lendemain encore à 08 h, et le temps est fixé au milieu des deux observations. Dans ce but, les oeufs sont rassemblés le troisième jour en moins de 4 h, ce qui nous permet de fixer l'âge avec une précision de 3 ± 1 h. En plus, d'autres mesures expérimentales pour minimiser la variabilité de population de Drosophila ont été adoptées :

1) avant que les expériences ne commencent, les groupes expérimentaux de Drosophila étaient soumis à des croisements consanguins répétés pendant 10 générations,

2) les femelles des premières 24 h étaient mises à pondre pendant 1 h, les oeufs étaient rejetés, et seuls les oeufs de 4 h suivantes étaient gardés pour expériences, et pour obtenir la génération suivante,

3) parmi les oeufs obtenus comme indiqué ci-dessus, on choisit pour travailler les douze premières larves qui sortent.

En outre, toutes les mesures sont effectuées à la température contrôlée de $19 \pm 1^\circ\text{C}$. Au commencement, les larves des groupes d'âge 0 - 6 h (1er âge) et 24 - 30 h (2ème âge) étaient surtout utilisées. Dans les expériences qui sont menées pour étudier le changement de comportement comme fonction de l'âge, la même larve est observée pendant toute la période larvaire à l'intervalle de 6 et 12 h. Après son éclosion, chaque larve nouvel-

le après avoir mangé pendant une période minimum de 30 minutes, était placée sur une lame creuse, dans une goutte de solution physiologique de Ringer (pH 6,4 - 6,7, le pH du sang est plus proche de 6,7, pH mesuré sur les larves du deuxième âge avec le papier indicateur de Merck ; le trop petite taille des larves du premier âge empêche la mesure de leur pH). Les mesures des mouvements de la tête sont effectuées sous le microscope binoculaire stéréoscopique en lumière diffuse à basse intensité (30 - 40 lux) pendant 8 minutes durant lesquelles on fait 3 essais. La période d'observation est partagée en plusieurs phases: un minimum de 2 minutes pour l'adaptation au milieu physiologique, et 6 minutes pour les 3 essais. Dans chaque essai, les mouvements étaient comptés en fonction du temps mesuré sur un chronomètre, lu à 1/10ème de seconde. Enfin, toutes les données étaient déduites de dix mouvements, le temps restant la variable.

DESCRIPTION DU MOUVEMENT MESURE

Chaque mouvement à l'avant d'une larve sur la surface du milieu artificiel est accompagné d'un va-et-vient de la tête avec une action verticale synchronisée des mandibules. Si la larve est placée dans une goutte de solution physiologique, elle fait sur place les mêmes mouvements que l'on suppose semblables à ceux qu'elle fait en creusant dans le milieu à la recherche des éléments essentiels de nourriture. Nous utilisons cette activité dans nos expériences car il est possible de la mesurer avec un degré raisonnable d'exactitude. Les mouvements s'effectuent sur place dans un champ approximatif de 45° de chaque côté de l'axe médian du corps, sans changer apparemment la position de ce dernier.

TEST D'HOMOGENEITE DES RESULTATS

Les résultats de 20 séries d'expériences (I à XX), chaque série étant de 6 - 14 larves, sont résumés dans les tableaux 2, 3 et 4.

- Tableau 2 -

Analyse de la variance (inter- et intra-classe) de
Drosophila melanogaster (sauvage, 1er âge 0 - 6 h)

Sources de variation		Sommes de carrés	d° liberté	Carrés moyens	Coefficient de répétabilité	test F
Exp I	larve	60,4003	9	6,7111	0,823	14,99 ¹
	essai	8,9534	20	0,4477		
Exp II	larve	12,1147	9	1,3461	0,508	4,09 ¹
	essai	6,5800	20	0,3290		
Exp III	larve	14,0891	10	1,4089	0,649	6,55 ¹
	essai	4,7333	22	0,2152		
Exp IV	larve	1274,8028	5	254,9606	0,332	2,49
	essai	1229,6333	12	102,4694		
Exp V	larve	1961,0466	7	280,1495	0,303	2,31
	essai	1944,8067	16	121,5504		
Exp VI	larve	5133,3942	11	466,6722	0,287	2,21
	essai	5073,7667	24	211,4070		

¹ significatif à la probabilité de 5%.

Dans la colonne 5 des tableaux, on observe que le coefficient de répétabilité dans 16 expériences s'étend entre 0,3 - 0,8. Mais le coefficient pour les 4 séries restantes est faible et varie entre 0,1 - 0,2. Cela fournit donc une base qui permet de penser que le comportement de chaque groupe d'âge respectif n'est pas suffisamment stable dans les conditions

- Tableau 3 -

Analyse de la variance (inter- et intra-classe) de
Drosophila melanogaster (sauvage, 2ème âge 24 - 30 h)

Sources de variation		Sommes de carrés	d° liberté	Carrés moyens	Coefficient de répétabilité	test F
Exp VII	larve	0,6230	9	0,0692	0,163 ²	<1
	essai	3,3400	20	0,1672		
Exp VIII	larve	4,6497	9	0,5166	0,454	3,49 ¹
	essai	2,9600	20	0,1480		
Exp IX	larve	1,9533	10	0,1953	0,164 ²	1,59
	essai	2,7067	22	0,1230		
Exp X	larve	703,3050	5	140,6610	0,320	2,41
	essai	700,1800	12	58,3483		
Exp XI	larve	1022,6381	6	170,4397	0,359	2,68
	essai	1016,3867	14	63,5242		
Exp XII	larve	3571,0367	11	324,6397	0,207 ²	2,18
	essai	3568,8667	24	148,7028		

¹ significatif à la probabilité de 5%.

² coefficients faibles.

données d' expériences. Si les sommes de carrés dans la colonne 2 des tableaux sont comparées, on observe que dans 19 séries la plus grande variabilité est trouvée parmi les larves plutôt que parmi les essais, même dans les cas où les résultats ne sont pas significatifs au test "F" ; contrairement aux autres expériences, l' expérience VII des sauvages dans le groupe d'âge de 24 - 30 h (tableau 3) a montré une plus haute variabilité pour les essais. Sa cause n'est pas facile à expliquer. Toutefois, l'analyse globale des expériences suggère que les conditions expérimentales ne contribuent pas matériellement au facteur de variabilité générale, une plus grande partie est due à la variabilité des larves.

- Tableau 4 -

Analyse de la variance (inter- et intra-classe) de
Drosophila melanogaster (vestigial, 1er âge 0 - 6 h)

Sources de variation		Sommes de carrés	d° liberté	Carrés moyens	Coefficient de répétabilité	test F
Exp XIII	larve	2,1200	7	0,3029	0,121 ²	1,41
	essai	3,4333	16	0,2146		
Exp XIV	larve	25,0137	9	2,7793	0,823	14,97 ¹
	essai	3,7133	20	0,1857		
Exp XV	larve	3955,4670	9	439,4963	0,294	2,25
	essai	3906,0400	20	195,3020		
Exp XVI	larve	5823,2600	10	582,3260	0,290	2,62 ¹
	essai	5763,9467	22	261,9976		
(vestigial, 2ème âge 24 - 30 h)						
Exp XVII	larve	7,2866	7	1,0409	0,447	3,42 ¹
	essai	4,8667	16	0,3042		
Exp XVIII	larve	1,7596	7	0,2514	0,411	3,09 ¹
	essai	1,3000	16	0,0813		
Exp XIX	larve	642,1628	5	128,4326	0,319	2,41
	essai	640,5467	12	53,3789		
Exp XX	larve	5300,5600	13	407,7354	0,278	2,16 ¹
	essai	5293,7067	28	189,0610		

¹ significatif à la probabilité de 5%.

² coefficients faibles.

COMPARAISON ENTRE LES RACES ET INFLUENCE DE L'AGE SUR LE COMPORTEMENT

Ayant compris que nos conclusions résulteraient d'un contrôle statistique, nous avons alors planifié nos expériences ultérieures comparant les deux races de Drosophila melanogaster, dans le but d'étudier si le comportement dépend de facteurs nerveux. Nous savons bien que les changements dus au développement des formes en croissance sont intimement liés aux facteurs neuro-hormonaux ; l'influence de l'âge sur le comportement, si elle existe, sera supposée être une preuve suffisante pour une telle relation.

Les données du tableau 5 démontrent que les deux races ont, pour chaque groupe d'âge, des moyennes comparables, quoique la variabilité entre

- Tableau 5 -

La comparaison du comportement chez deux races de Drosophila

Races	1er âge larvaire (0 - 6 h)		2ème âge larvaire (24 - 30 h)	
	6 exp.		6 exp.	
<u>Sauvage</u>	9,08	$7,875 \pm 0,68^1$	6,97	$6,228 \pm 0,34^1$
	7,79		6,36	
	8,08		6,00	
	8,41		6,25	
	7,00		6,04	
	6,89		5,75	
<u>Vestigial</u>	4 exp.	$7,725 \pm 0,40^1$	4 exp.	$6,315 \pm 0,46^1$
	7,37		6,77	
	7,89		6,65	
	7,51		5,97	
	8,13		5,87	

¹ temps moyen en secondes pour 10 mouvements, et $2\sigma_m$

les expériences est évidemment grande. L'importance des différences de comportement, suivant les races, entre les âges est très prononcée.

Si l'on soumet ces résultats à une analyse de la variance (tableau 6) avec interaction, on trouve que la variance d'âge est très significative au niveau de 5% tandis que les variances entre races et interaction ne le sont pas. On peut penser que l'âge joue un rôle important dans

- Tableau 6 -

Analyse de la variance

Source de variation	Somme des carrés	d° liberté	variance
Age	12,0435	1	12,0435 ¹
Souche	0,0046	1	0,0046 ²
Interaction	0,0426	1	0,0426 ²
Erreur	5,4323	16	0,3395

¹ très significatif à la probabilité de 5%.

² non significatif.

le contrôle du comportement pendant le développement des larves. C'est ce qui est démontré dans la figure 1 (d'après 416 essais sur sauvage et 309 sur vestigial respectivement en plus des 20 séries du tableau 5). On voit que 12 h après la naissance des larves, le temps pour 10 mouvements tombe très rapidement pour les deux races ; au bout de 24 h, c'est à dire après la première mue, il décroît à peu près de façon linéaire jusqu'à ce que la larve entre en pupaison. Les valeurs des régressions calculées séparément pour les deux races et les deux périodes de temps, sont les suivantes :

a) sauvage

$$1) y = 0,902 - 0,085x \quad (2 - 12 \text{ h})$$

$$2) y = 0,775 - 0,000331x \quad (24 - 72 \text{ h})$$

b) vestigial

$$1) y = 0,953 - 0,145x \quad (2 - 12 \text{ h})$$

$$2) y = 0,786 - 0,000474x \quad (24 - 72 \text{ h})$$

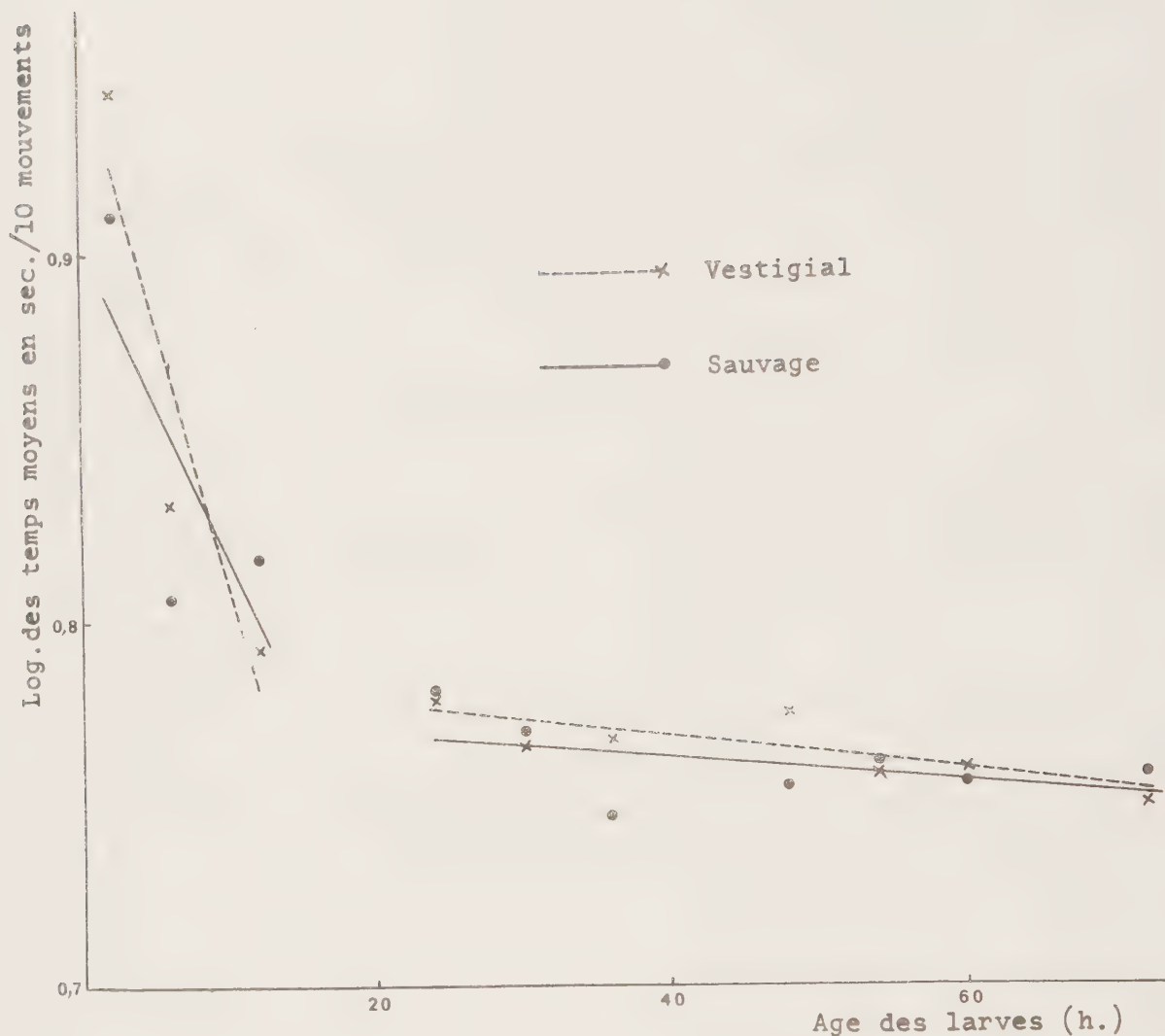


Figure I. Courbes montrant les variations du comportement comme fonction de l'âge chez les deux races de Drosophila melanogaster.

Cependant, on peut noter que le temps pour chaque série de 10 mouvements décroît progressivement ; il atteint une valeur stable quand les larves sont âgées de 48 h. Une confirmation de l'importance du facteur âge est obtenue par comparaison des moyennes générales : 7,82 sec/10 mouvements à 0 - 6 h et 6,26 sec/10 mouvements à 24 - 30 h (10 expériences dans chaque cas). D'après le test "t" de FISHER, la différence entre les deux groupes d'âge de larves est très significative.

CHOIX DES DOSES DE RAYONS X ET CONDITIONS EXPERIMENTALES D'IRRADIATION

Dans les expériences sur les Vertébrés, le plan général comprend des doses approximativement sub-létales et létales ; ce dernier cas est ultérieurement divisé en doses mi-létales et super-létales (SMITH et CONGDON, 1960). Comme indiqué plus haut, l'importance des changements de comportement comme fonction de la radiosensibilité neurale aux doses basses (50 r) sur Vertébrés a récemment été appréciée (FURCHTGOTT, 1963). En fait, on ne trouve pas chez les insectes d'étude semblable digne de comparaison avec celles conduites chez les Vertébrés et nous permettant le choix de doses non-létales, hormis le travail de CORK (1957) avec des rayons γ très faibles. Il observe qu'une dose efficace commence à 100 r. On présume donc qu'une dose double (200 r) peut fournir une possibilité pratique pour étudier des variations fonctionnelles temporaires.

Les oeufs âgés de 10 h et les larves de 2 et 24 h (le temps zéro à l'éclosion) des deux races de Drosophila melanogaster étaient soumis à une seule dose, continue et globale, de 200 r, 500 et 2 000 r, à l'intervalle de 500 r, avec un appareil de thérapie médicale de rayons X des Etablissements R. Casel, type RcV₂, 283, rue Lecourbe, Paris, XVème. Les doses étaient délivrées sous les conditions physiques de radiations : 80 kv, 4 ma, filtre d'Al de 0,5 mm, qui donnent une dose moyenne de 45 r/min à une distance de 24 cm de la source prise le long de l'axe central des rayons. Avant chaque expérience, la dose moyenne délivrée était vérifiée avec les dosimètres : 1) de Massiot d'étendue maximale de 550 r et 2) de Victoreen pour lequel le cycle complet du rouleau correspond à 1 000 r. La température de la pièce au moment de l'irradiation était entre 16 - 25°C.

Les oeufs et les larves étaient placés dans une goutte de Ringer sur une lame creuse, couverte avec une lamelle pour empêcher les larves de s'échapper et les protéger de la dessiccation au cours de l'irradiation. Les mesures du comportement étaient faites immédiatement après administration des radiations et après un intervalle de 1, 6, 12 et 24 h pour une larve individuellement. Les observations ont été faites de telle manière que la

moitié du temps d'observation tombe avant et l'autre après, autour d'un temps moyen pouvant être évalué à 1, 6 h, etc... Après chaque observation, les larves étaient remises à la température d'élevage de 25°C, chacune dans une lame creuse séparée ayant un peu de milieu de *Drosophile*. Les témoins ont été traités exactement de la même manière, mais ils n'ont évidemment pas été irradiés.

Des méthodes usuelles d'analyse statistique (SNEDECOR, 1956) ont été employées dans tous les cas.

TROISIEME PARTIE

EFFETS DES RAYONS X A DES DOSES NON-LETALES SUR LE MOUVEMENT DE LA TETE DES LARVES DE DROSOPHILA

RESULTATS

Les expériences d'irradiation sur les larves de mouches sauvage âgées de 2 h ont été réalisées avec des doses de 200 r, et sur les larves âgées de 24 h avec des doses de 500 à 2 500 r ; sur les larves de vestigial âgées de 24 h avec des doses de 500 à 2 000 r (2 séries pour chaque dose). On observe que la radiosensibilité des larves âgées de 2 h se révèle à partir de 500 r tandis qu'il n'y a pas de différence fondamentale à la même dose entre les résultats des témoins et des larves irradiées âgées de 24 h. Ces résultats suggèrent que le seuil des doses efficaces est encore plus haut (tableau 7). Les données sont présentées ici en pourcentages des témoins, calculés d'après les chiffres originaux qui sont convertis en fréquence moyenne des mouvements/10 sec au lieu des temps moyens en sec/10 mouvements, consignés dans la deuxième partie. Pour cette raison de seuil, et aussi parce que l'appareil de rayons X est ancien, la stabilité du débit est atteinte vers 500 r ; aucune confiance ne peut être apportée à une dose aussi faible que 200 r. Les expériences faites à ce niveau ne sont que de simples mises au point du seuil de dose. Les détails de ces données ne sont donc pas rapportés et l'intérêt principal sera limité à la présentation des résultats des larves âgées de 2 h et des oeufs âgés de 10 h, que l'on trouvera dans les paragraphes suivants.

- Tableau 7 -

Effets des rayons X sur les mouvements de la tête des
larves de Drosophile mesurés à des temps divers après irradiation
(sauvage, larves âgées de 24 h)

Temps en h après irradiation	Témoin	Doses en r				
		500	1000	1500	2000	2500
I	6,0839 ¹	6,7250	6,4278	6,7785	6,3322	5,9417
	16,4233 ²	14,8699	15,5574	14,7525	15,7923	16,8302
	100 ³	90,5415	94,7276	89,8267	96,1579	102,4776
6	5,7361	6,6417	6,4639	7,0389	6,3333	5,7056
	17,4334	15,0564	15,4705	14,2068	15,7896	17,5266
	100	86,3653	88,7406	81,4918	90,5710	100,5346
12	5,6500	6,2361	6,2972	6,5933	6,3250	---
	17,6991	16,0357	15,8801	15,1669	15,8103	
	100	90,6018	89,7226	85,6931	89,3283	
24	5,6083	6,1222	5,9889	6,5533	6,2292	5,2250
	17,8307	16,3340	16,6976	15,2595	16,0534	19,1388
	100	91,6061	93,6452	85,5799	90,0324	107,3362

(vestigial, larves âgées de 24 h)

I	5,9833	6,7528	7,1778	6,4222	6,1511	---
	16,7132	14,8087	13,9318	15,5710	16,2573	
	100	88,6048	83,3581	93,1659	97,2722	
6	6,0611	6,5056	6,4767	6,1556	5,5867	---
	16,4987	15,3714	15,4400	16,2454	17,8997	
	100	93,1673	93,5831	98,4647	108,4916	
12	5,9056	6,5500	7,0431	6,2611	5,8367	---
	16,9331	15,2672	14,1983	15,9716	17,1330	
	100	90,1619	83,8494	94,3218	101,1805	
24	5,5778	6,2792	6,7167	5,8867	5,7411	---
	17,9282	15,9256	14,8883	16,9874	17,4183	
	100	88,8299	83,0440	94,7524	97,1559	

¹ temps en secondes pour 10 mouvements.

² nombre de mouvements en 10 secondes.

³ pourcentage du nombre de mouvements par rapport aux témoins.

CHANGEMENTS DANS LA VITESSE DU MOUVEMENT APRES IRRADIATION DES LARVES

Les résultats concernant les effets de 4 doses sur les larves des deux races âgées de 2 h sont donnés dans le tableau 8. On peut voir d'après les données sur sauvage que parmi toutes les doses employées 500 r apparaît évidemment plus efficace comme dose d'inhibition que 1 000 et 1 500 r par exemple (figure 2, tableau 8). Il est bien clair d'après ces données que les effets d'inhibition décroissent progressivement en même temps que l'augmentation de la dose. A 2 000 r, on a trouvé que la valeur moyenne de la fréquence des mouvements/10 sec atteint presque celle des témoins. Et, si les résultats de chaque expérience sont examinés séparément, on verra qu'il y a des larves qui manifestent un très grand accroissement (jusqu'à 134%) dans l'activité après irradiation à 2 000 r, alors que les autres montrent une diminution jusqu'à 90,2%. A cause de cette fluctuation, il n'est pas possible de caractériser les effets des doses clairement. La signification complète de cette action ne pourrait toutefois être appréciée que si les effets de doses plus fortes étaient observés. La tendance générale suggère qu'il y aurait un effet stimulant. Les valeurs moyennes du groupe observé à 1 h sont statistiquement significatives en comparaison des témoins.

D'autre part, les effets des mêmes séries de rayons X sur les larves de vestigial (tableau 8) sont largement comparables pour les doses de 1 000 et 2 000 r. Un examen des données démontre qu'un effet d'inhibition parallèle à celui de 500 r sur sauvage, est ici obtenu à 1 500 r. Et, à 2 000 r, il y a un accroissement apparent dans la courbe (figure 2) amorçant un effet de stimulation.

Quand les chiffres sont analysés en fonction du temps d'observation, on observe qu'après 6 h, il n'y a pratiquement plus d'effet d'irradiation sur les larves des deux races de Drosophila melanogaster. Ceux-ci suggèrent que la fonction de mouvement de la tête est apparemment restaurée pendant cette période. Les pourcentages présentent alors des variations dont on peut douter qu'elles soient attribuables à l'effet des rayons X. Pour trouver une solution à ce problème, les chiffres sont calculés

- Tableau 8 -

Effets des rayons X sur les mouvements de la tête des
larves de Drosophile mesurés à des temps divers après irradiation
(sauvage, larves âgées de 2 h)

Temps en h après irradiation	Témoin	Doses en r			
		500	1000	1500	2000
I	7,2481 ¹	9,3951	8,6693	8,4924	7,7364
	13,7967 ²	10,6438	11,5350	11,7752	12,9259
	100 ³	77,1474	83,6069	85,3479	93,6883
6	6,2445	7,1474	7,1049	6,5160	6,3325
	16,0141	13,9911	14,0748	15,3468	15,7916
	100	87,3674	87,8900	95,8330	98,6106
12	6,1604	6,9230	7,2889	6,6556	6,2834
	16,2327	14,4446	13,7195	15,0249	15,9150
	100	88,9846	84,5177	92,5595	98,0428
24	5,8250	6,4189	6,7528	6,6028	6,0972
	17,1674	15,5790	14,8087	15,1451	16,4010
	100	90,7476	86,2606	88,2201	95,5357

(vestigial, larves âgées de 2 h)

I	6,9195	7,8009	8,3752	9,0704	7,8759
	14,4519	12,8190	11,9400	11,0249	12,6970
	100	88,7011	82,6189	76,2869	87,8570
6	6,2944	6,7667	6,8096	6,5852	6,1045
	15,8871	14,7783	14,6852	15,1856	16,3814
	100	93,0208	92,4347	95,5845	103,1113
12	6,3269	7,0234	6,8275	6,4670	6,4184
	15,8055	14,2381	14,6466	15,4631	15,5802
	100	90,0832	92,6677	97,8337	98,5745
24	5,7981	6,8017	6,8592	6,2491	6,0278
	17,2470	14,7022	14,5790	16,0023	16,5898
	100	85,2450	84,5306	92,7831	96,1895

1, 2, 3 même légende qu'au tableau 7.

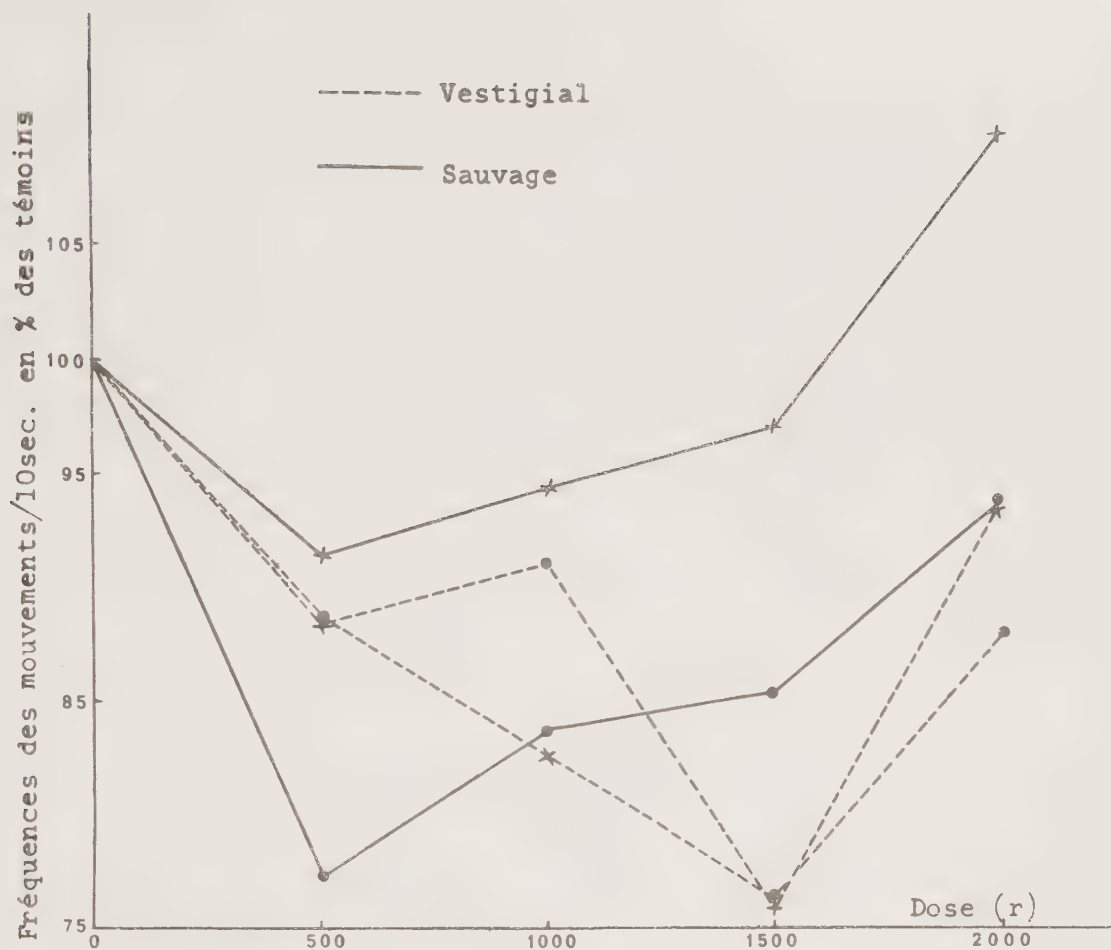


Figure 2. Fréquence des mouvements de la larve en fonction de la dose d'irradiation. —●— graphique construit à partir de l'ensemble des données ; —x— graphique construit à partir des données qui comportaient des témoins simultanés. Observations effectuées 1 heure après l'irradiation.

successivement en pourcentages des données de l'observation précédente pendant la durée totale d'observation. On trouve que l'ambiguïté est résolue lorsque les valeurs montrent des déviations importantes dans le groupe I/6 h, par opposition avec les autres groupes où les proportions sont comparables à celles des témoins des deux races. Les plus grandes valeurs d'inhibition sont atteintes à 500 et 1500 r pour sauvage et vestigial respectivement (tableau 9).

Le changement rapide du comportement des larves âgées de 2 h, comme le montre la figure 1, nécessite que les mesures soient faites dans un temps aussi réduit que possible, c'est-à-dire 1 h environ, pour régulariser les observations de chaque expérience. Et, puisque 8 minutes sont

- Tableau 9 -

Comparaison des rapports des valeurs du nombre de mouvements
par 10 sec pour deux observations successives
(sauvage, larves âgées de 2 h)

Temps en h après irradiation	Doses en r				
	Témoin	500	1000	1500	2000
1/6	0,8615	0,7608	0,8196	0,7673	0,8185
6/12	0,9865	0,9686	1,0259	1,0214	0,9923
12/24	0,9456	0,9272	0,9265	0,9921	0,9704

(vestigial, larves âgées de 2 h)

1/6	0,9097	0,8674	0,8131	0,7260	0,7751
6/12	1,0052	1,0379	1,0026	0,9821	1,0514
12/24	0,9164	0,9684	1,0046	0,9663	0,9391

consacrées à chaque larve, on peut inclure au maximum 6 larves dans chaque expérience. Dans ce but, deux procédés ont été considérés comme applicables pour conserver l'équilibre des résultats expérimentaux. Ils sont les suivants :

1) puisque les conditions d'expérimentation restent les mêmes, 6 larves irradiées peuvent être examinées à la fois, leurs témoins étant pris dans d'autres expériences parallèles,

2) 3 larves irradiées et 3 témoins sont examinés dans la même expérience.

Les deux méthodes ont été employées et les caractères généraux des résultats restent les mêmes (figure 2). Mais en raison du changement rapide du comportement, et d'une variabilité individuelle importante, nous pensons que l'amélioration des processus expérimentaux serait encore plus sensible si les mesures successives étaient effectuées sur une même larve qui serait

alors son propre témoin.

Des résultats précédents, nous nous permettons de conclure que la partie intéressante présentée est celle rapportant les effets en fonction de la dose de 500 et 2 000 r, sur les larves de sauvage. Une étude ultérieure se limitera à ces doses. On peut noter qu'un tel effet semble être contraire aux observations générales des autres auteurs, c'est-à-dire stimulation ou apparition de certains phénomènes, à des doses qui ont été au contraire observées par nous comme exerçant une inhibition. Ceci met en doute la validité des résultats obtenus dans les expériences sur les larves âgées de 2 h. Pour trouver une solution à ce problème, on a pensé qu'il pouvait être fait appel aux méthodes citées ci-dessous :

1) l'emploi de débits variables pour les deux doses mentionnées plus haut, pourrait éclairer le phénomène. Mais ce n'est pas possible avec l'appareil de rayons X mis à notre disposition.

2) on peut penser que si le ou les stades embryonnaires sont exposés aux rayons X au moment précis de la formation des éléments nerveux et musculaire, il y aura production d'effets similaires ou très ressemblants, sur le comportement des larves après éclosion des oeufs. Ce moment chez les embryons de Drosophila melanogaster doit correspondre à l'âge de 10 h (DEMEREK, 1950). Des expériences ont été menées à ce stade, et les mesures du mouvement de la tête ont été faites aux intervalles de 1,6 et 24 h (comme auparavant, en prenant l'âge des larve à l'éclosion comme heure zéro). Les autres conditions expérimentales restent les mêmes.

IMPORTANCE DES REPONSES A L'IRRADIATION DES OEUFS AGES DE 10 H :

Une preuve claire est présentée par les données du tableau 10, qui témoignent que le comportement des larves après irradiation à 500 et 2 000 r ressemble à celui après irradiation des larves âgées de 2 h. De même que dans les résultats précédents, les radiations n'ont pratiquement plus d'effet après 6 h. Ceci ne peut guère s'expliquer qu'en admettant que les effets de l'irradiation à 10 h de vie embryonnaire ont été très importants, et qu'à l'éclosion on n'observe plus de ces effets que la part encore non effacée par la restauration (figure 3).

- Tableau 10 -

Effets des rayons X sur les mouvements de la tête des larves de Drosophile après irradiation des oeufs à 10h. de développement (sauvage, larves âgées de 1, 6 et 24 h.)

Temps en h. après éclosion	Témoin	Doses en r	
		500	2000
1	8,1111 ¹	9,1722	8,1578
	12,3288 ²	10,9025	12,2582
	100 ³	88,4312	99,4274
6	6,2167	6,4500	6,1556
	16,0857	15,5039	16,2454
	100	96,3831	100,9928
24	5,5611	5,8167	6,0000
	17,9821	17,1919	16,6667
	100	95,6056	92,6849

1, 2, 3 même légende qu'au tableau 7.

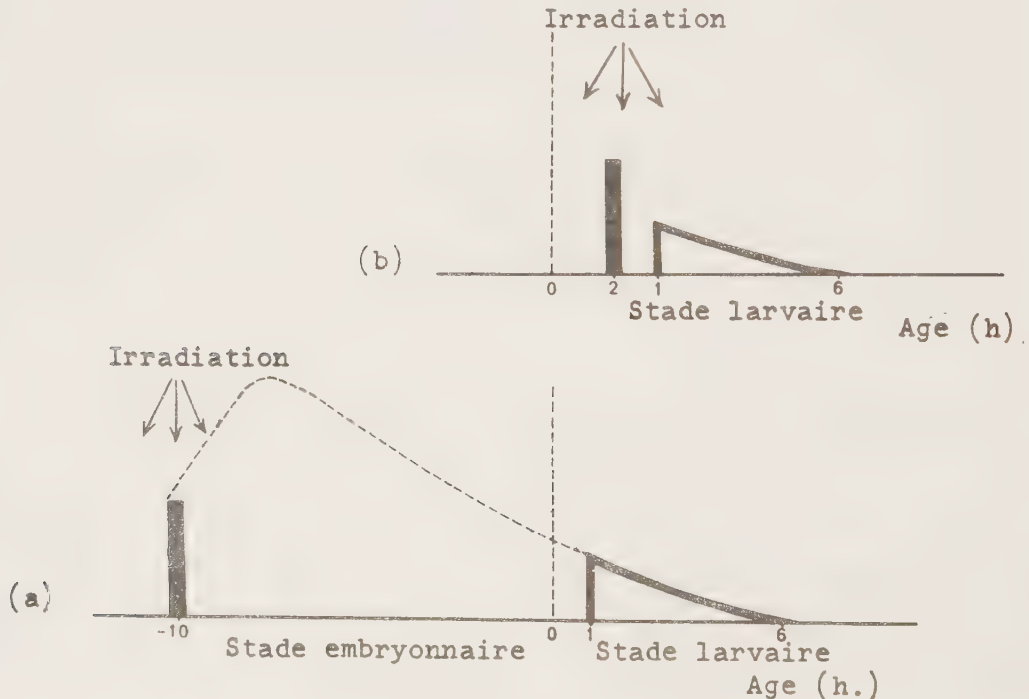


Figure 3. Schéma hypothétique de l'interprétation des phénomènes observés concernant l'irradiation de Drosophila melanogaster au stade embryonnaire (a) et au stade larvaire (b). — observé ; --- hypothétique.

EFFETS IMMEDIATS¹ ET RETARDES² DE DOSES DE 500 ET 2 000 R
SUR LE MOUVEMENT DE LA TETE

Les résultats présentés jusqu'ici pour ces deux doses font naître un certain nombre d'idées, en particulier en vue d'une caractérisation des effets des radiations sur le comportement. Celles-ci sont décrites ci-dessous :

1) on peut se demander si l'inhibition à 500 r se développe immédiatement à la fin de l'irradiation ou après quelque temps, et si elle est capable ou non de créer des effets retardés, dus à une inhibition secondaire ou une stimulation,

2) puisque le temps d'irradiation à 2 000 r est 4 fois celui de 500 r, il est possible qu'il permette la reprise d'un comportement presque normal à la fin de l'irradiation, du fait de la restauration,

3) il est possible aussi qu'à 2 000 r, quelques effets retardés se soient produits.

S'il est difficile pour nous de répondre aux questions 1 et 2, nous pouvons par contre donner quelques indications au sujet du point 3. Ainsi, les tableaux 11 et 12 montrent les effets immédiats et retardés à 500 et 2 000 r. On peut voir que, bien que les observations aient été faites à intervalles de 10 minutes, les résultats ne suivent pas une direction régulière ; en outre, en raison du peu de temps entre deux observations, il est extrêmement difficile de mesurer le comportement des larves servant de témoins aux séries irradiées. Les mesures sur les témoins ont donc été effectuées séparément en s'appuyant sur le fait que les conditions expérimentales restent les mêmes. Pour obtenir une certaine régularité, si c'est possible, les chiffres ont été groupés dans un intervalle de 20 minutes (consignés dans le tableau 11). On voit que ce regroupement apporte peu

¹ Par effets immédiats, on doit comprendre les changements de comportement dus aux radiations en 2 h ou moins ; les mesures sont effectuées à intervalles de 10 minutes.

² Pour les effets retardés, le changement de comportement est observé de 24 h jusqu'à 72 h pendant le stade larvaire.

- Tableau II -

Etude des effets immédiats des rayons X sur les mouvements de la tête de la larve de Drosophila melanogaster (observation de 10 min en 10 min, données groupées par 20 min)

Temps en min après irradiation	Sauvage			Vestigial		
	Témoin	500 r	2000 r	Témoin	500 r	2000 r
18 - 38	8,4890 ¹	8,7480		10,0556	9,4501	
	11,7800 ²	11,4312	—	9,9447	10,5819	—
	100 ³	97,0390		100	106,4074	
48 - 68	8,6337	10,3325	7,6279	8,8944	7,6166	8,0334
	11,5825	9,6782	13,1098	11,2430	13,1292	12,4480
	100	83,5588	113,1863	100	116,7767	110,7178
78 - 98	7,3777	10,9720	7,7833	8,6667	8,4249	7,5982
	13,5544	9,1141	12,8480	11,5384	11,8696	13,1610
	100	67,2409	94,7884	100	102,8704	114,0626
108 - 128	6,8667		8,4889	8,0667		7,1352
	14,5630	—	11,7801	12,3966	—	14,0150
	100		80,8906	100		113,0552

1, 2, 3 même légende qu'au tableau 7.

d'améliorations dans une section de données, par exemple à 500 ou 2000 r des larves de sauvage, et les conclusions ne sont pas sûres. Cette situation tient évidemment en plus au petit nombre de larves étudiées. Il est donc nécessaire que des expériences supplémentaires soient menées avant qu'une interprétation claire soit tentée.

Les résultats concernant les effets retardés éventuels (tableau I2) sont tout à fait nets et montrent que dans les observations faites entre 24 et 72 h, n'intervenait ni effet résiduel, ni effet réversible pour

- Tableau I2 -

Etude des effets retardés des rayons X sur les mouvements
de la tête de la larve de Drosophila melanogaster (observation de 10 min en
10 min, données groupées par 20 min)

Temps en h après irradiation	Sauvage		Vestigial		
	Témoin	2000 r	Témoin	500 r	2000 r
24	6,1000 ¹	6,4667	5,8667	5,8267	5,6067
	16,3934 ²	15,4638	17,0454	17,1624	17,8358
	100 ³	94,3294	100	100,6864	104,6370
30	5,8111	5,7533	5,6778	5,8467	5,7600
	17,2084	17,3813	17,6125	17,1037	17,3611
	100	101,0047	100	97,1111	98,5726
36	5,8556	5,8067	5,5333	5,6933	—
	17,0777	17,2215	18,0724	17,5645	—
	100	100,8420	100	97,1896	—
48	5,5167	5,5400	5,3583	5,4533	5,5833
	18,1268	18,0505	18,6626	18,3375	17,9106
	100	99,5791	100	98,2580	95,9705
54	5,5500	5,6222	5,2444	5,5400	5,7444
	18,0180	17,7866	19,0680	18,0505	17,4083
	100	98,7157	100	94,6638	91,2959
60	5,5000	5,3667	5,4556	5,4333	—
	18,1818	18,6334	18,3298	18,4050	—
	100	102,4838	100	100,4103	—
72	5,2167	5,4333	5,3417	5,4733	5,4667
	19,1692	18,4050	18,7206	18,2705	18,2926
	100	96,0134	100	97,5957	97,7137

1, 2, 3 même légende qu'au tableau 7.

chacune des deux doses. Toutes les larves, bien qu'irradiées à 500 ou 2000 r,
se comportent normalement.

QUATRIEME PARTIE

DISCUSSION ET CONCLUSIONS

Les résultats présentés dans les deuxième et troisième parties seront discutés successivement ici dans deux sections qui sont les suivantes :

SIGNIFICATION DU COMPORTEMENT ETUDIE

Les chercheurs précédents ont tracé un programme d'étude basé sur des critères tels que la quantité de nourriture absorbée ou mangée et la durée de la prise de nourriture, qui ont apporté des résultats tout à fait satisfaisants en ce qui concerne la réponse gustative ou chimiotropique. Ceux-ci ont en fait été employés pour les insectes, par exemple Phormia regina, Bombyx mori et Apis mellifera qui possèdent des chémorécepteurs distincts. Mais les problèmes que nous avons rencontrés sont d'abord les mécanismes du comportement alimentaire et explorateur, et ensuite celui des organes sensoriels que l'on croit associés à la réponse olfactométrique des larves de Drosophila melanogaster, et qui se sont développés anatomiquement de manière complexe (HERTWECK, 1931). Donc, il n'est pas illogique de penser que la faculté chémosensorielle est devenue non discriminante ou au contraire spécialisée. Si on pense que la nature composée des organes a conduit à une réponse non discriminante, cela signifierait que les larves sont incapables de distinguer les éléments de leur milieu et mangent ce qu'elles rencontrent. Il n'y a pas de confirmation de cette idée. On sait bien d'après les expériences de WAGNER (1944) et COOPER (1960) que les différentes espèces de Drosophila, recueillies dans des habitats variés, puis élevées sur des levures de types divers, ont des vitesses de développement différentes avec chaque type ; l'une d'elles est normale pour l'une des

variétés. Ceci nous permet d' émettre l'hypothèse que la formation complexe de l'organe a avantagé les larves en vue d' atteindre un sens spécialisé de discrimination pour une variété convenable de levure. Un autre argument favorise cette hypothèse, c' est que les larves de Drosophila vivent normalement dans un milieu nutritionnel abondant ; c' est pour cette même raison que leurs pièces buccales seraient atrophiées (IMMS, 1957). Il est évident que le lieu de développement dans la nature des larves circonscrit leurs activités et il n' est pas invraisemblable que leurs habitudes nutritionnelles aient changé en faveur des éléments sélectionnés, trouvés dans les environs. De plus, le mouvement vertical des mandibules des larves pourrait permettre un contact plus intime avec le milieu nutritif et semblerait aider les larves dans leur recherche de la nourriture.

Nous savons bien aussi qu' en percevant l'odeur des aliments, les insectes courent çà et là à leur recherche (CHAUVIN, 1956). Et le mouvement des larves auquel nous nous référons lui ressemble lorsqu'elles sont observées sur le milieu utilisé pour leur étude, ou dans une goutte de milieu physiologique de Ringer. Cela signifie que la larve explore, mais une question se pose, qu' explore-t-elle ? Alors qu' il y a autour d'elle abondance de milieu lui convenant. Naturellement, lorsqu' elle réussit à trouver une particule alimentaire convenable, elle la mange. A propos de ce dernier phénomène, nous avons des renseignements quantitatifs. En effet, nous avons compté les mouvements effectués pendant cinq minutes et compté le nombre de particules alimentaires ingérées grâce à une coloration préalable du milieu. Les résultats (tableau I3) nous permettent d'estimer que les larves mangent

- Tableau I3 -

Fréquence de prise de nourriture sur la surface de milieu artificiel des larves de Drosophila melanogaster âgées de 72 h, souche sauvage

Expérience	Nombre de larves examinées	Fréquence de prise de nourriture en pourcentage
I	8	38,89
II	8	37,50
III	10	50,00

approximativement au taux moyen de 42,13% de l'ensemble des mouvements effectués. Nous avons appelé cette activité généralisée comportement complexe explorateur et alimentaire. Cette notion est empirique pour le moment puisqu'il n'y a pas d'évidences directes pour déterminer et séparer les diverses activités impliquées. Nous nous sommes donc posé quelques problèmes d'ordre général concernant ce comportement considéré globalement :

1) ce mouvement est-il ou non mesurable, et si c'est possible, est-il stable ?

2) est-il possible d'établir cette stabilité en limitant les mesures à un groupe d'âge particulier, ou en les poursuivant au cours du développement larvaire ?

Les résultats des expériences rapportés (tableaux 2, 3 et 4) pour les groupes d'âges de 0 - 6 h et 24 - 30 h, infèrent que la fonction n'a pas atteint un niveau de stabilité très élevé, ce qui semble dû à une grande variabilité larvaire : cette dispersion s'ajoute donc dans chaque plan expérimental au facteur personnel d'erreurs de mesures. Un examen de la colonne 2 des tableaux 2, 3 et 4 montre que la somme des carrés pour les larves dans 95% des expériences est nettement supérieure à celle des essais et que par conséquent les modalités expérimentales n'ont pas introduit d'erreurs suffisantes pour rendre la conclusion inexacte.

Des résultats d'un intérêt particulier ont été obtenus lorsque la fonction a été étudiée pendant la période larvaire ou jusqu'à ce que la larve entre en pupaison. Les courbes (figure I) montrent que les changements initiaux dans la fonction sont très rapides jusqu'à ce que la larve atteigne 12 h. A partir de 24 h, les changements sont progressifs et la fonction devient linéaire. On observe que vers l'âge de 16 h, il y a une discontinuité dans la représentation de la fonction. Apparemment, il semble qu'elle corresponde à la préparation de la première mue. Si ceci est correct, on pourrait se demander pourquoi il n'y a pas d'interruption vers 48 h lorsque la larve se prépare à entrer en seconde mue. L'interprétation la plus raisonnable de ceci est de supposer que la crise précédant la première mue est plus importante que celle précédant la seconde. Ainsi, la première apparaît distinctement. On peut espérer une explication plus détaillée de cette différence dans la physiologie des mues. Une comparaison directe de ces résultats avec la croissance générale des larves est pos-

sible. Mais celle-ci n'échappe évidemment pas aux risques d'erreurs, car nous savons bien que chaque organe se comporte différemment au cours du développement, donc que sa croissance peut différer de celle des autres organes. Cependant, une estimation générale de la tendance à s'accroître à chaque âge semble comparable avec les valeurs de la fonction étudiée. Lorsqu'on examine la courbe de croissance (figure 16) d'ALPATOV (1929), on trouve que les interruptions dans la croissance se produisent entre 12 et 24 h pour la première mue, et entre 33 et 48 h pour la seconde. Cette courbe démontre clairement que l'interruption est beaucoup plus importante pour la première mue que pour la seconde. Cette étude de la courbe de croissance semble favoriser l'interprétation avancée en ce qui concerne le comportement ou la fonction en question. Une étude du comportement faite à intervalles plus courts, avant chaque mue, pourrait permettre de préciser cette question.

Pour conclure cette discussion, on peut souligner que la présente étude établit l'idée d'une fonction correspondant au mouvement pour la prise de nourriture (d'après CHAUVIN, 1956, on connaît peu d'exemples chez les insectes où le mouvement de prise de nourriture soit une conséquence du chimiotropisme). Cette fonction est mesurable. Néanmoins, une explication complexe du comportement doit attendre les résultats d'expériences complémentaires concernant quelques paramètres importants, par exemple, l'état de jeûne ou de satiété, les différences de sexes, les différents types de levures et enfin la relation entre exploration et prise de nourriture, etc...

TOLERANCE AUX RADIATIONS ET CHANGEMENTS DU COMPORTEMENT EN FONCTION DE L'IRRADIATION AUX RAYONS X

Dans les résultats des expériences sur les larves âgées de 2 h avec quatre doses de rayons X, nous trouvons que la réponse des deux races de Drosophila melanogaster est visiblement différente ; il est clair que la tolérance aux radiations de vestigial est supérieure à celle de sauvage, bien que les deux organismes soient semblables, tout au moins pour ce comportement particulier (figure I). Des différences dans le potentiel de reproduction et le comportement précédant la ponte (tableau I) mettent en valeur la nature modifiable de ces fonctions, en relation avec le changement

des conditions écologiques ou de culture. Au contraire, comparé à celles-ci, le comportement qui nous intéresse est stable. D'une manière comparable, des différences considérables dans la reproduction et la survie aux rayons X (doses 2 kr et 4 kr) ont déjà été rapportées par ERDMAN (1963) par exemple pour deux espèces de Tribolium, réputées de biologie semblable, à la suite des résultats de bien d'autres chercheurs. Ces remarques n'ont pas d'autre intérêt que de montrer que différentes fonctions apparemment comparables peuvent réagir différemment aux radiations.

Comme on l'a fait connaître plus haut, il n'y a pas malheureusement de données sur des insectes. Et si nous choisissons de recourir à des résultats récents sur d'autres animaux, nous trouvons que la radiosensibilité des systèmes nerveux et musculaire est voisine. Mais on observe qu'en particulier chez le rat, une dose aussi basse que 50 r, administrée in utero, produit des déficiences de comportement chez les nouveau-nés (FURCHTGOTT, 1963). Celles-ci sont dues aux changements dans les mécanismes physiologiques du cerveau, qui, pense-t-on, est responsable de l'apparition du comportement chez les jeunes rats, bien qu'aucun défaut morphologique ou histologique n'ait été vu. Les résultats d'hypo ou hyperactivité, dans les mêmes conditions de radiation et d'âge de gestation suivant lesquelles les embryons sont irradiés, ne sont pas rares. On peut ajouter que le problème de radiosensibilité nerveuse ne peut pas être en corrélation simple ou directe avec celui de l'excitabilité de la fonction nerveuse, avec celui de l'activité générale et du comportement d'un animal ; on doit chercher ses relations avec les modifications du système musculaire. Un exemple excellent du processus de formation musculaire chez les embryons de Triturus pyrrhogaster a été fourni par OGAWA (1960, 1961). Il trouve que les mécanismes de synthèse des protéines musculaires impliquant la formation de myosine et d'actine chez les embryons, sont presque réunis dans le même groupe radiosensible que le cerveau des jeunes rats. L'irradiation des embryons avec 5 r de rayons X, 36 h après fécondation, stimule la formation de myosine à 108 h, et, à cette dose, la formation d'actine n'est pas touchée. Chez les embryons non-irradiés, la formation de la myosine ou de l'actine commence à 176 h et 132 h respectivement. Chez les embryons irradiés à 156 h avec 2 500 r, la myosine ne se forme pas du tout tandis que la formation d'actine après irradiation à l'âge de 108 h, est renvoyée à 252 h après fécondation. Il est vrai que la comparaison des résultats pour les

animaux aussi éloignés que ceux-ci ne nous incite pas à conclure en raison de la grande variabilité des réponses aux radiations, même dans le même groupe d'animaux. D'autant plus que nous supposons que la réponse aux faibles doses a réellement la possibilité de nous guider dans l'étude des mécanismes d'une fonction, comme celle de la présente étude.

Cette discussion nous permet au moins de faire quelques spéculations prudentes sur les variations de la tolérance aux radiations dans les races de Drosophila melanogaster. Il est possible que pour les mouvements de la tête, la cause de variabilité soit à rechercher dans la réponse différentielle des éléments contractiles des muscles d'une part, les changements dans les autres substrats des messages de communication dans le cerveau et les nerfs d'autre part. Un des facteurs de l'activité nerveuse, par exemple la cholinestérase, a été étudié par POULSON et BOELL (1946) chez les larves de Drosophila melanogaster. Les expériences faites sur l'irradiation d'embryons âgés de 10 h, en confirmant la similitude de réponse aux rayons X avec celle des larves âgées de 2 h, suggèrent que :

1) au début de l'apparition des éléments musculaires et nerveux, les caractères fondamentaux de leur réponse aux radiations sont voisins de ceux d'une larve de 2 h ;

2) en raison de la précocité de l'irradiation, les effets initiaux (bien que non mesurables directement) doivent être beaucoup plus importants, puis en partie effacés par une restauration.

Si l'on suit le point de vue de POULSON et BOELL, qui dit que de 13 h jusqu'à l'heure d'éclosion la quantité de cholinestérase croît rapidement et que 12 h environ après la fermeture dorsale de l'embryon, l'activité musculaire commence, les deux fonctions semblent être en corrélation. Donc, si l'irradiation des embryons est menée à des niveaux d'âge différents depuis le début ou un peu avant le commencement des activités, elle intéressera à peu près certainement les deux systèmes.

Le second point important de notre étude est l'inhibition d'activité sensible à 500 r pour sauvage et à 1 500 r pour vestigial et apparaissant entre 1 et 2 h après l'irradiation. Cette inhibition disparaît avec le temps pour une dose donnée du fait de la restauration. Elle disparaît d'autre part avec la dose, c'est-à-dire que pour des doses plus élevées l'inhi-

bition est remplacée par une excitation. Nous n'avons pas pu effectuer d'irradiation au-delà de 2 000 r appliquée à des larves à l'éclosion, mais l'allure des courbes permet de penser que la fréquence des mouvements augmenterait rapidement avec la dose.

Il nous paraît très significatif de souligner que les effets de doses faibles et à doses plus fortes sont de sens contraire et que ces résultats rejoignent ceux de nombreux auteurs qui annoncent des effets favorables avec des doses faibles. En fait, le qualificatif de favorable est assez subjectif et dans bien des cas il serait préférable de parler seulement d'effets de sens opposé, et ne donner une signification à ces effets qu'après une étude physiologique approfondie.

Enfin nous pouvons supposer qu'un effet résiduel, secondaire ou retardé, interviendrait après un certain laps de temps, comme chez les Mammifères lorsqu'une irradiation globale leur est administrée. HALEY (1962) attribue l'apparition de cet effet tardif à une cause périphérique, telle qu'une augmentation de l'épinephrine du sang, des composants tels que l'ACTH, etc... Les données des expériences (tableau 12) montrent qu'il n'y a aucun effet retardé, ni chez les embryons, ni chez les larves irradiés. Il est possible que la restauration soit complète et que les doses employées pour ces expériences ne créent pas deux catégories d'effets, c'est-à-dire réversibles et irréversibles, comme on le rapporte chez les Mammifères.

R E S U M E

1) Les données sur le mouvement de la tête avec le mouvement vertical synchronisé des mandibules des larves de Drosophila melanogaster expliquent que cette fonction liée à la prise de nourriture peut être mesurée.

2) La fonction évolue de façon comparable pendant la période larvaire pour les deux races — sauvage et vestigial — de Drosophila melanogaster.

3) La fonction dépend de l'âge et varie rapidement jusqu'à ce que les larves soient âgées de 12 h. Après 24 h, elle devient linéaire et les changements sont faibles jusqu'à ce que la larve se prépare à entrer en pupaison.

4) Les expériences sur les effets des rayons X montrent que la réponse des deux races est différente. L'inhibition maximum de la fonction est observée à 500 et 1 500 r pour les larves de sauvage et vestigial respectivement.

5) Pour les deux races, l'effet d'inhibition aux doses faibles est remplacé par un effet d'excitation aux doses plus fortes.

6) La réponse de la fonction reste presque la même chez sauvage, que l'on irradie les larves âgées de 2 h ou les embryons de 10 h.

7) Nous n'avons pas trouvé d'effets retardés concernant le comportement étudié, avec les doses employées dans les présentes expériences.

REFERENCES CITEES

- ALPATOV (W.W.) - 1929 - Growth and variation of the larvae of Drosophila melanogaster. J. Exp. Zool., 52, 407-437.
- BEARD (R.L.) - 1958 - Secondary physiological effects of DDT in Galleria larvae. Ent. exptl. and appl., I, 260-267.
- CHAUVIN (R.) - 1956 - Physiologie de l'insecte. Institut National de la Recherche Agronomique, Paris, pp. 564-567.
- CLARK (A.M.) - 1957 - The relation of genome number to radiosensitivity in Habrobracon. Am. Naturalist, 41, III-II9.
- COOPER (D.M.) - 1960 - Food preferences of larval and adult Drosophila. Evolution, U.S.A., 14, 41-55.
- CORK (J.M.) - 1957 - Gamma-radiation and longevity of the flour beetle. Radiation Research, 7, 551-557.
- DAVEY (K.G.) et TREHERNE (J.E.) - 1963a - Studies on crop function in the cockroach (Periplaneta americana L.) - I - The mechanism of crop-emptying. J. Exp. Biol., 40, 763-773.
- DAVEY (K.G.) et TREHERNE (J.E.) - 1963b - Studies on crop function in the cockroach (Periplaneta americana L.) - II - The nervous control of crop-emptying. J. Exp. Biol., 40, 775-780.
- DAVID (J.) - 1959 - Etude quantitative du développement de la Drosophile élevée en milieu axénique. Bull. Biol. Fr. Belg., 93, 472-505.
- DEMEREK (M.) - 1950 - Biology of Drosophila. John Wiley and Sons, Inc., New-York, pp. 319 and 329.
- DUHR (B.) - 1955 - Über den Chemischen Sinn, die Darmperistaltik und die Bildung der peritrophischen Membran der Corethralarve (Chaoborus crystallinus De Geer). Zool. Jahrb. (Allg. Zool.), 65, 315-333.
- ERDMAN (H.E.) - 1963 - The differential sensitivity of flour beetles Tribolium confusum and Tribolium castaneum to X-ray alteration of reproductive abilities, induced dominant lethals, biomass and survival. J. Exp. Zool., 153, 141-147.
- FLOREY (E.) - 1951 - Neurohormone und Pharmakologie der Arthropoden. Pflanzenschutzber., 7, 81-141.

- FURCHTGOTT (E.) - 1963 - Behavioral effects of ionizing radiations; 1955-61. Psychol. Bull., 60, 157-199 (Review).
- GALLUN (R.L.) et LANGSTON (R.) - 1963 - Feeding habits of Hessian fly larvae on P³² labeled resistant and susceptible wheat seedlings. Jour. Econ. Ent., 56, 702-706.
- GERSCH (M.) - 1952 - Experimentelle Untersuchungen über den Verdauungstraktus der Larve von Chaoborus (Corethra). Zeitschr. vergl. Physiol., 34, 346-369.
- GERSCH (M.) - 1955 - Untersuchungen über Auslösung und Steuerung der Darmbewegung bei der Larve von Chaoborus (Corethra). Biol. Zentralbl., 74, 603-628.
- GROSCH (D.S.) - 1962 - Entomological aspects of radiation as related to genetics and physiology. Ann. Rev. Entomol., 7, 81-106 (Review).
- HALEY (T.J.) - 1962 - Changes induced in brain activity by low doses of X-irradiation. In: Proceedings of Symposium on "Effects of ionizing radiation on the nervous system", International Atomic Energy Agency Vienna, 24, (5 x 17), 171-185.
- HERTWECK (H.) - 1931 - Anatomie und Variabilität der Nervensystems und der Sinnesorgane von Drosophila melanogaster (Meigen). Zeit. f. wissensch. Zool., 139, 560-663.
- HODGSON (E.S.) et ROEDER (K.D.) - 1956 - Electrophysiological studies of arthropod chemoreception - I - J. Cell. and Comp. Physiol., 48, 51-75.
- IMMS (A.D.) - 1957 - A general textbook of entomology. Methuen & Co Ltd., London, pp. 599 and 604.
- ISHIKAWA (S.) - 1963 - Responses of maxillary chemoreceptors in the larva of the silkworm, Bombyx mori, to stimulation by carbohydrates. J. Cell and Comp. Physiol., 61, 99-107.
- JONES (J.C.) - 1960 - The anatomy and rhythmical activities of the alimentary canal of Anopheles larvae. Ann. Ent. Soc. America, 53, 459-474.
- OGAWA (Y.) - 1960 - Two factors influencing sensitivity to X-ray in the synthesis of actin during early embryonal stages. Ann. Rep. Nat. Inst. Genet. Japan, n° 11, 37-38.
- OGAWA (Y.) - 1961 - Two factors influencing sensitivity to X-ray in the synthesis of myosin during early embryonal stages. Ann. Rep. Nat. Inst. Genet. Japan, n° 12, 39-42.
- OKADA (T.) - 1963 - Caenogenetic differentiation of mouth hooks in drosophilid larvae. Evolution, U.S.A., 17, 84-98.
- POULSON (F.) et BOELL (E.J.) - 1946 - A comparative study of cholinesterase activity in normal and genetically deficient strains of Drosophila melanogaster. Biol. Bull., 91, 228 (Abstract).

- POWERS (E.L.) et EHRET (C.F.) - 1956 - Radiation effect on cells : genetics or physiology ? In, Proceedings of the International Conference on the Peaceful Uses of Atomic Energy, United Nations, New-York, II, 266-272.
- ROGERS (W.I.) et HILCHEY (J.D.) - 1960 - Studies on the post-irradiation feeding activity of Tribolium castaneum. Ann. Ent. Soc. America, 53, 584-590.
- SCHÖNFELD (C.) - 1958 - Histophysiologische Untersuchungen zur Verdauungstätigkeit der Mückenlarve Chaoborus (Coretnra). Zool. Jahrb. (Allg. Zool. Physiol. Tiere), 67, 337-364.
- SHALLER (F.) - 1949 - Osmoregulation und Wasseraushalt der Larve von Corethra plumicornis, mit besonderer Berücksichtigung der Vorgänge am Darmkanal. Zeitschr. vergl. Physiol., 31, 684-695.
- SMITH (L.H.) et CONGDON (C.C.) - 1960 - Experimental treatment of acute whole-body radiation injury in mammals. In, Radiation Protection and Recovery, International series of monographs on pure and applied Biology, edited by Alexander Hollaender, Pergamon Press, Paris and London, pp. 242-302.
- SNEDECOR (G.W.) - 1956 - Statistical methods, Iowa State Univ.Press, pp.534.
- WAGNER (R.P.) - 1944 - The nutrition of Drosophila mulleri and Drosophila alarichi. Growth of the larvae on cactus extract and the micro-organisms found in cactus. Univ. Texas Publ., 4445, 104-128.
- WHARTON (D.R.A.) et WHARTON (M.L.) - 1959 - The effect of radiation on the longevity of the cockroach, Periplaneta americana, as affected by dose, age, sex and food intake. Radiation Research, II, 600-615.

Vu :

Les Membres du Jury,

MM. NIGON

LAVIOLETTE

LEGAY

Vu et approuvé

Le Doyen de la Faculté des Sciences,

J. BRACONNIER

Vu et accordé le permis d'imprimer :

Lyon, le 6 octobre 1964

Le Recteur,
Président du Conseil de l'Université,

P. LOUIS

